植 物 分 类 学 报 36(6):558～568(1998)
Acta Phytotaxonomica Sinica

被子植物系统学中花发育研究的进展及对今后研究的思考*

[1]孙 坤 [2]陈家宽** [3]陈之端
[1](西北师范大学生物系 兰州 730070)
[2](复旦大学生物多样性研究所，遗传研究所 上海 200433)
[3](中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室 北京 100093)

PROGRESS IN STUDIES ON FLORAL DEVELOPMENT OF ANGIOSPERMS AND SOME CONSIDERATION ON FUTURE STUDIES

[1] SUN Kun [2] CHEN Jia-Kuan [3] CHEN Zhi-Duan
[1](*Department of Biology, Northwest Normal University*, Lanzhou 730070)
[2](*Institute of Biodiversity & Institute of Genetics, Fudan University*, Shanghai 200433)
[3](*Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100093)

Abstract With the advent of new methods and techniques, floral development has been extensively studied in many groups of angiosperms recently. These studies have resulted in notable progress and greatly increased our knowledge about the diversity of floral structure and developmental patterns as well as phylogenetic relationship of angiosperms. This field is becoming an active and exciting one in systematics of flowering plants. The present paper reviewed this progress from four aspects: (1) the methods of studies on floral development; (2) floral development and the diversity of floral structure; (3) floral development and phylogeny of angiosperms; (4) molecular genetics of floral development. In addition, several future directions and some problems needing attention in this field are discussed: (1) extensive studies on floral developmental studies of extensive species of angiosperms and comparison of floral structures among them; (2) research of floral development of homeotic flowers as well as their systematic and evolutionary value; (3) floral structure should be studied from the viewpoint of dynamics, because the structure of plants can be seen as a spatio-temporal process, and the use of structural categories in systematics may distort the natural dynamics.

Key words Angiosperms; Floral development; Phylogeny

摘要 从花发育研究的方法、花发育与被子植物花部结构的多样性、花发育与被子植物的系统发育以及花发育的分子遗传学等四个方面对近年来被子植物系统学中花发育研究的主要进展作一综述，例举了一些重要结果。同时，对该领域今后研究的方向和应注意的一些问题作了简要评论。作者认为植物的形态结构可以看作是一个时空过程，在系统学研究中对花部性状的分析和认识应该树立动态的观点。今后应该从动态的角度开展被子植物花的发生和发育以及性状在不同类群间的比较等方面的广泛研究，并加强对在被子植物花的起源和演化中起重要作用的花部同源异型现象的发育过程的观察。

关键词 被子植物；花的发育；系统发育

---

* 国家自然科学基金资助项目 39630030。
** 本论文的负责和联系人。
1997-12-08 收稿，1998-02-25 收修改稿。

对花部结构多样性的认识是探讨被子植物系统发育的重要基础。以往对花结构的认识大多集中在成熟花结构的比较研究上，然而成熟结构相似的花在其发生和发育的某些阶段可能具有相当大的差异，而结构上不同的花在其发生和发育的早期阶段可能是完全一致的(Endress, 1994a)。近 20 年来，扫描电子显微镜(SEM)的广泛应用已使人们能够更准确、更有效地比较研究花器官发生和发育的过程，从而提供更加可靠的花演化的证据。发育遗传学开始在分子水平上研究花发育的调控机制，揭示花演化的遗传本质，并取得了一些进展(Bradley *et al.*, 1996; Luo *et al.*, 1995; Coen & Meyerowitz, 1991)。新技术的发展和应用使得花的发生和发育的研究成为被子植物系统学研究的热点和最具成果的领域之一(陈之端，路安民，1997; Endress, 1994a)，增进了我们对花的结构和被子植物系统发育关系的认识。本文对近年来这一领域研究的主要进展进行综述，并试对这一领域今后研究的方向作简要评论，以期为今后研究提供参考。

1　花发育的研究方法

早期对花发育的研究主要是应用解剖学的方法，但这种方法难以对花器官发生和发育的式样作出准确判断。Sattler(1968)应用具上部照明设备的光学显微镜曾大大改进了花发育的研究方法，使人们开始能够观察花发育过程的表面特征。这种方法不需要复杂的脱水过程，观察很方便，对那些易失水的材料特别有用，至今仍在泽泻亚纲等许多类群花发育的研究中广泛采用。但观察时常常由于液体表面对光的反射而使花的表面结构不够清晰，加之这种显微镜已不再生产，因而限制了这一方法的应用。

扫描电镜对观察表面结构很有用。与光学显微镜相比，扫描电镜图象清晰逼真，可用来进行更准确细致的观察和分析。特殊的脱水技术(如 CO_2 临界点干燥方法)保证了脱水过程中材料能保持原貌而不变形。因而使扫描电镜方法广泛应用于对花发育性状的研究。例如，通过花原基发生和发育的有效观察可揭示花器官发育的时间顺序和空间关系(如向心或离心发育，花各部分的相对位置，对称性等)，显示花的成熟结构的初始状态和发育成因，从而揭示出花部结构的同源性。通过花原基发生与花的成熟结构的比较发现退化现象和花器官的次生性变化。不同类群中同一性状的演化系列的对比观察可用来探讨花的某一部分的结构、功能及在整个被子植物中的演化式样。与花发育的组织学研究相结合能准确地揭示花器官在发生和发育上的联系。因此，自 Endress(1972)首次应用扫描电镜观察了樟目 Laurales 植物心皮的发育以来，扫描电镜已逐渐成为花部发育比较研究的最重要工具。

应用扫描电镜方法进行花发育观察的一般程序是：不同发育阶段的花芽用 FAA 固定后，经 70% 乙醇(时间长短视材料大小而异)转入 95% 乙醇过夜，然后在解剖镜下仔细剥去苞片、花被或雄蕊(原基)，暴露需观察的原基。将剥好的材料经 100% 乙醇和乙酸异戊酯系列脱水，经 CO_2 临界点干燥后即可粘台、镀膜观察。对易失水的材料可在脱水过程中适当增加浓度梯度级数。由于花芽常常极小，加之乙酸异戊酯和乙醇极易挥发，操作过程中应特别小心，以防止材料丢失或变形。在剥去外方花器官的过程中应防止碰伤花器官原基。此外，外方器官剥离不干净也会影响对花发育过程的观察。

2　花发育的研究与花部结构的多样性

由于花的各部发生和发育的比较研究对揭示被子植物花部式样的演化，进而探讨被子植物的系统发育极为有用，因此，近 10 余年来花发育的研究受到了人们的重视，研究工作有了大幅度的增加。目前，在目级水平上已系统地研究了如下类群的花器官发育，即：木兰目 Magnoliales(Igersheim & Endress, 1997; Frame-Purguy, 1996; Ronse Decraene & Smets, 1990; Endress & Hufford, 1989)、胡椒目 Piperales(梁汉兴，1994; Liang & Tucker, 1989; Tucker, 1985, 1982a, 1982b, 1981, 1980, 1976, 1975)、豆目 Fabales(Tucker, 1992a, 1992b, 1991, 1990, 1988)、毛茛目 Ranunculales(冯旻等，1995; Walton & Hufford, 1994; Lehmann & Sattler, 1993; Kasuge & Tamura, 1989)、泽泻目 Alismatales(王青锋，陈家宽，1997; Posluszny & Charlton, 1993; Charlton, 1991, 1973; Sattler & Singh, 1978, 1977; Singh & Sattler, 1974, 1973; Charlton & Ahmed, 1973)、茨藻目 Najadales(Soros-Pottruff & Posluszny, 1995; Posluszny & Charlton,

1993; Posluszny *et al*., 1986; Charlton & Posluszny, 1991; Posluszny, 1983; Lieu, 1979; Sattler, 1965)等。被子植物其它类群的研究也已开始在从种到亚纲的不同水平上广泛开展,尤其是对原始被子植物花器官发育的研究已取得了许多有价值的成果。这些成果证明在高级分类阶元上对于研究被子植物的演化和类群间的系统关系有重要价值(Endress, 1994b; Posluszny & Charlton, 1993; Tucker, 1992a)。而花器官发生和发育研究发现的大量发育式样的变异大大提高了我们对被子植物花部结构多样性的认识。

2.1 发育式样

花原基发生和发育的研究最适于认识和理解花部各轮发生的相对位置和时间顺序。对高阶元分类群,尤其是原始被子植物的研究积累的大量资料已表明,以往关于花部螺旋状和轮状排列分别代表了原始的和进化的花的观点是过于简单化了。对木兰亚纲花部发生和发育的研究已证明该亚纲中花部规则的螺旋状排列的类群比以前所认定的要少得多。相反,木兰亚纲花器官表现出了多样的排列方式。这种多样性在毛茛科、防已科、Monimiaceae、睡莲科等类群中尤为突出,螺旋状和轮状排列的花在近缘类群中常常同时存在(Endress, 1994a),甚至在同一种内也同时存在两种类型,如樟科的 *Endiandra montana* (Kubitzki, 1987)。此外还有更复杂的和无序的式样,而次生原基的产生则使器官发生的式样更为复杂,这种复杂或无序的式样也见于被子植物的其它许多类群中。另外,轮状排列的花器官在其原基发生时可能是螺旋状的,只是由于此后的发育而转变为轮状排列。有时花的发生是以极为迅速的螺旋状方式进行的,以致与轮状发生很难区分(Endress, 1994a)。另一方面,无论花器官最初是相继发生、同时发生还是单向发生的,器官的最后数目和位置可能是相同的。这一现象暗示器官的相对位置在原基起源之前就已决定了。

花部向心或离心发育的方式虽然在许多类群中是稳定的,但 Uhl 等的一系列研究发现离心或向心发育的方式是多态的(polymorphic)(Uhl, 1988; Uhl & Moore, 1980)。Sattler 等对泽泻目花器官发育的大量研究也揭示了雄蕊群在发生方式上的变异式样(Posluszny & Charlton, 1993; Sattler & Singh, 1978, 1973)。而 Hufford(1990)对 Loasaceae 具多数雄蕊的类群的观察发现该科雄蕊的发生方式极其复杂,仅用向心和离心发育概括雄蕊发生的方式是太简单化了。在同一个花中,对萼雄蕊群向心发育的过程中也存在雄蕊的离心发育。猕猴桃属 *Actinidia* 也存在同样的式样(Heel, 1987)。因此,花器官发生和发育的式样并非总是稳定的,它们对被子植物高阶元分类群的划分也并非一个绝对可靠的性状。

2.2 对称性

花的对称性是探讨被子植物系统关系的重要性状之一,一般认为两侧对称的花是进化的。现在,花发育的研究已经表明对花辐射对称和两侧对称应作仔细的分析。因为两侧对称花的形成有不同的原因,除花器官发生前就已决定的外,两侧对称的花也可以通过发育过程中辐射对称的器官的不同生长形成。这种变化可发生在花器官发育的晚期,也可发生在原基阶段。如裸蒴 *Gymnotheca chinensis* 花的两侧对称在花原基时即通过切向增宽而发生(Liang & Tucker, 1989)。一般来说,位置性的两侧对称在以辐射对称为主的类群中更多见,通常在较晚的发育时期形成,而结构性的两侧对称在花部发育的早期就已形成,多见于两侧对称或两侧对称的花占优势的类群中。在花发育的过程中对称性的变化有时可能多次发生,如 *Couroupita*(玉蕊科 Lecythidaceae)的花在发育早期是两侧对称的,在花瓣形成至雌雄蕊群发育早期可出现短期的辐射对称,此后再次分化出两侧对称的成熟花(Endress, 1994a)。

2.3 退化和次生现象

通过与成熟结构的比较,花器官发生和发育的研究在揭示花器官的退化现象方面已证明是有价值的。因为许多在成熟花中退化的结构在原基发生阶段可能存在明显残余的痕迹,即在发生上存在退化器官的原基形成,只是在以后的发育阶段停止了发育。另外,对近缘类群间花器官发育的比较也可能揭示出退化的线索。由于退化现象常反映了植物类群的祖先状态,因此对植物的系统发育研究很有价值。

花器官发育的研究发现,与退化相反的次生性变化则更为普遍。次生性变化存在于被子植物的许多类群中,同样也存在于花的不同器官。次生现象形成的原因是多种多样的。器官数目的次生性变化

可通过原基分裂、原基融合或次生原基的形成而产生。现已发现许多类群中多数雄蕊的发生是通过初生雄蕊原基上产生次生原基的结果，这一现象已在蔷薇亚纲，第伦桃亚纲和单子叶植物的 Velloziaceae 及棕榈科等许多类群中发现。*Kitaibelia*(锦葵科)多数雄蕊是由于 5 个初生原基各产生多对次生原基的结果。桃金娘科 Myrtaceae 的初生雄蕊原基是一个完整的环状突起，由此产生多数的次生雄蕊(Endress, 1994a)。三白草科的雄蕊原基可发生次生融合或分裂(梁汉兴，1994)。Tucker(1992a)也报道了豆目中萼片原基融合的现象。器官位置和结构上的次生变化则更多的是在原基发生后的发育过程中产生的。这种变化可表现在花的对称性、花器官发生的时间顺序、器官的合生或分离等许多方面。一个突出的例子是耧斗菜属雄蕊群的发育。该属雄蕊群在发生上是向心的，而小孢子发育和花药成熟的顺序却是离心的，因而该属雄蕊群离心发育是次生现象(冯旻等，1995；Kasuge & Tamura, 1989)。眼子菜科和水麦冬科的花被过去常被解释为药隔的附属物，花器官发育的研究已清楚的表明它们与雄蕊发生于独立的原基，只是在以后的发育过程中由于花被和雄蕊原基基部的居间生长而使花被和雄蕊发生了次生融合(Charlton & Posluszny, 1991；Sattler, 1965)。尽管有时要识别次生现象是困难的，但与近缘类群的比较往往是有效的方法。

2.4　同源异型现象

同源异型(homeosis)是指同一有机体的某一结构被另一不同的结构完全或部分取代的现象。同源异型现象广泛存在于动植物的不同器官中。尽管同源异型现象在 100 多年前就已发现，对动物尤其是果蝇已进行了深入的研究，但对植物的同源异型现象，特别是被子植物花的进化中同源异型现象的重要意义的认识只是在近 10 年来才逐渐得到重视(Sattler, 1988)。现在，同源异型突变已成为植物发育遗传学研究的模式系统(Smith-Huerta, 1992；Sattler, 1988)。拟南芥 *Arabidopsis thaliana*(十字花科)和金鱼草 *Antirrhinum majus*(玄参科)等模式植物花的同源异型突变的遗传机制的研究已有了大量深入的工作(Bradley *et al*., 1996；Haughn *et al*., 1995；Bouman *et al*., 1993；Weigel & Meyerowitz, 1993；Coen, 1991；Coen & Meyerowitz, 1991)。最近，被子植物某些类群花发育过程中自然发生的同源异型现象也已被花发育的研究所揭示(Lehmann & Sattler, 1997, 1996, 1994, 1993, 1992；Smith-Huerta, 1992；Kirchoff, 1991)。这些研究为花的演化的研究和花部结构的认识提供了新的证据。

Actaea rubra(毛茛科)花瓣和雄蕊数目变化很大，这一现象常被解释为可塑性变化。Lehmann & Sattler(1994)对花发育的研究发现，该种萼片原基发生后相继形成 4 个与萼片互生和 6 个与萼片对生的二轮原基，此后形成多数雄蕊原基。其中，萼片内方的二轮 10 个原基在此后的发育过程中均可发育成花瓣，也可以形成雄蕊，即花瓣和雄蕊可以互相取代。因而证明了 *Actaea rubra* 花瓣和雄蕊数目的变化实际上是同源异型变化的结果。对 *Sanguinaria canadensis*(罂粟科)花发育的研究也证明该科种的进化和 8 枚花瓣的种类的形成与同源异型现象有关(Lehmann & Sattler, 1993)。自然发生的同源异型突变引起的花的结构的变化在姜目(Kirchoff, 1991)、柳叶菜科(Smith-Huerta, 1992)和天南星科(Lehmann & Sattler, 1992)等类群中也已被花发育研究所证实。最近，Lehmann & Sattler(1997, 1996)对秋海棠属 *Begonia* 的研究发现，*B. cucullata* var. *hookeri* 单个雄花的形成是由于花序同源异型突变的结果，即正常花序的发育过程中花芽形成和节间伸长受到抑制，在 4 个花被和多数雄蕊原基形成后花的分生组织即停止发育。有趣的是在花序仅具二花的四季海棠 *B. semperflorens-cultorum* 中却发现了花也可通过同源异型突变而具有花序的特征。这一结果表明花和花序的形态界限可通过花中花序过程的表达(或相反)而连结起来。因此，同源异型变异在被子植物花的进化中可能起重要作用。

尽管我们对花器官发生和发育式样及花部结构的知识已大大增加，但对花的各种发育式样的进化关系，共同原基产生的意义以及同源异型现象等方面的理解还远远不够。由于花发育的过程存在许多调控机制，因此应结合与成熟结构的比较作出谨慎的评价。另外，同一性状在不同类群中的演化系列的对比观察对探讨花部某个部分在整个被子植物中的演化式样是十分有价值的。Endress 等对木兰亚纲和蔷薇亚纲等类群雄蕊结构及开裂式样的对比观察为这方面的研究提供了很好的例子(Endress &

Stumpf, 1991; Endress & Hufford, 1989)。

3 花发育的研究与被子植物的系统发育

每个花都是不同进化阶段特征的混合体,对花的发生和发育过程的研究可以发现早期进化的轨迹(Endress, 1994a),即个体发育反应系统发育的事实,因而可以为系统发育的研究提供重要线索。花部发育式样的研究以及不同类群某个性状演化系列的比较使我们能更加准确地理解被子植物花的演化式样和推断类群间的演化关系。而通过与近年来发现的原始被子植物花化石的比较可以推断被子植物的起源和早期演化。现在,花部发育的研究和其它新技术新方法的应用已给被子植物系统学研究注入了新的活力,并提出了许多有价值的新观点。

3.1 花的发育与类群间的系统发育关系

花发育研究提供的证据已在许多类群的系统发育关系的研究中得到了应用,加深了我们对类群间系统关系的认识。例如,对三白草科 Saururaceae 各属间花的个体发育和花器官数目变异的对比分析发现属间具明显的连续演化系列。该科中三白草属 *Saururus* 远中和近中雄蕊同时发生,生长势强。裸蒴属 *Gymnotheca* 中部雄蕊近中一对先发生,但远中一对发育延缓。假银莲花属 *Anemopsis* 和蕺菜属 *Houttuynia* 中部雄蕊则只剩下近中一对或一个,远中雄蕊已经消失,仅在发育早期留下一个空隙。心皮的发育也表现出了同样的演化系列。花部发育的演化系列反映了属间的系统发育关系(梁汉兴, 1994)。对川续断目 Dipsacales 花发育的研究发现该目花瓣在早期发生阶段就是合生的,即形成环状的花冠原基。而雌蕊发生时花芽顶端首先凹陷。这些特征与 Apiales、菊目 Asterales、桔梗目 Campanulales 十分相似(Roels & Smets, 1996)。该结果支持了 Chase 等(1993)根据分子系统学研究所得出的结论。对 Loasaceae 花发育的研究结果支持 Cronquist(1981)关于该科与虎耳草科近缘的观点(Hufford, 1990)。在泽泻亚纲中由于花的极度简化,使许多类群间的系统关系很不清楚(Cronquist, 1981)。但花发育的一系列研究发现了许多中间联系环节,加深了对该亚纲科间关系的认识(Posluszny & Charlton, 1993; Posluszny, 1983; Charlton & Ahmed, 1973)。例如,芝菜科花器官以三数轮状方式发生的特征与泽泻目相一致,但雄蕊发生时不与花被形成"CA"原基则反映了茨藻目的特征(Posluszny, 1983)。天南星科植物中许多类群无花被,花发育的研究表明 *Calla palustris* L. 花被缺乏是由于花被被雄蕊取代的同源异型现象。因而该科无花被的类群具有不同的起源(Lehmann & Sattler, 1992)。此外, Endress 等对雄蕊结构及其开裂方式和心皮等性状在不同亚纲间的比较研究也发现了许多有价值的证据(Endress & Stumpf, 1991; Endress & Hufford, 1989; Endress *et al.*, 1983)。

3.2 被子植物的早期演化

近年来早期被子植物花化石,尤其是早白垩世花化石的发现促进了被子植物系统学的发展。现存原始被子植物花器官发育的研究加快了对化石材料的鉴定和解释,同时也提高了我们对被子植物早期演化的认识,从而使古植物学家和植物系统学家真正联系在一起。

根据真花学说的观点,具大型花、花部多数、螺旋状排列的木兰目是现存被子植物的原始类群。近年来的最新研究支持木兰亚纲保存了一系列被子植物花可能的原始特征(Friis & Endress, 1990),并发现了瓣状花药开裂和囊状心皮发育等新的原始花部特征。然而,在木兰亚纲中关于被子植物原始类群的焦点已从木兰目转向了古草本(palaeoherbs)。对木兰亚纲尤其是古草本的花的结构和花部发育的研究已揭示了该亚纲花部数目、结构和排列方式的多样性。花各部数目和排列的变异向两极发展,大而花部数目多的两性花和简单而经常为单性的花在木兰亚纲植物中都是常见的(Endress, 1990)。许多古草本植物具小而裸露的花(如:三白草科 Saururaceae, 胡椒科 Piperaceae, 金粟兰科 Chloranthaceae)或仅具简单的花被(如 *Ceratophyllum*),花器官数目少而简单。单性花在古草本乃至木兰亚纲的许多科中普遍存在,有些类群如三白草科 Saururaceae 两性花和雄花同时存在。花被的排列式样在古草本中也多种多样(Endress, 1994b)。现有的知识表明,最早的被子植物的花主要由雄蕊和心皮构成,花被缺乏或仅具一个简单的花被。花小型至中等大小,花器官数目较少,排列方式不固定(Endress, 1994a)。古草本很可能

代表了现存最原始的被子植物。

3.3 单子叶植物起源

单子叶植物的起源长期以来一直是被子植物系统学研究中争论的焦点之一。至今关于单子叶植物的姐妹群和起源的主要观点可归纳为4种:(A)经典的观点认为具多心皮多雄蕊花的泽泻目是保留了许多原始特征的残遗类群,并与毛茛目(Hutchinson, 1959)或睡莲目有密切联系(Cronquist, 1981; Takhtajan, 1980);(B) Burger(1977)提出的假花学说认为水麦冬科 Juncaginaceae 三数两性花是由简单的单性花压缩形成的;(C) Huber(1977)和 Dahlgren 等(1985)认为百合亚纲可能是单子叶植物的原始类群,并与双子叶植物马兜铃目 Aristolochiales 有密切联系;(D) 近年来分子系统学研究结果表明天南星超目 Aranae 与胡椒目 Piperales 有密切联系,菖蒲属 *Acorus* 可能为其它所有单子叶植物甚至被子植物的姐妹群(Soltis *et al*., 1997; Chase *et al*., 1993)。

迄今为止单子叶植物花发育的研究主要集中在泽泻亚纲和棕榈科,其它类群花发育的研究工作还非常少。但这些工作已为单子叶植物起源的研究提供了许多新的证据,并提出了一些新观点。Sattler 等对泽泻目花器官发育的系统研究表明泽泻目多心皮多雄蕊的花是以三基数轮状发生的,成熟花的心皮和雄蕊的近螺旋状排列是由于器官的发生和发育过程中空间的限制等造成的(Sattler & Singh, 1978; Singh & Sattler, 1973)。因而现在已很少有人赞同泽泻目与毛茛目的联系(Dahlgren, 1985; Cronquist, 1981; Takhtajan, 1980)。实际上,单子叶植物花的发生方式和花部排列多为轮状或不规则发生,至今尚无明显的规则螺旋状发生的报道。而泽泻目在花部特征上与睡莲目表现的许多相似之处很可能是由于对相同水生环境趋同适应的结果(Endress, 1995)。

Posluszny & Sattler(1974)发现眼子菜属花被和雄蕊在发生上表现出稳定的花被/雄蕊联合,心皮的发生相对较晚。此后在 *Lilaea*(Posluszny *et al*., 1986),芝菜科(Posluszny, 1983)和水麦冬属 *Triglochin*(Lieu, 1979)等类群中得到了进一步证明。此外,在水麦冬属成熟花和发育过程中还观察到了外轮雄蕊位于内轮花被的外方,在外轮雄蕊开裂时内轮雄蕊仍完全被相应的内方花被所包(Endress, 1995; Lieu, 1979)。据此,Posluszny & Charlton(1993)认为上述花被/雄蕊的联合可能代表了一个苞片和一个简单的雄花。花的发育的研究还发现上述类群的花和花序分别具有传统意义上花序和花的某些特征。这些现象暗示上述类群的花和花序可能是同一种原始结构的不同表达方式(Posluszny & Charlton, 1993; Posluszny *et al*., 1986)。泽泻目中花序的侧生结构同样以与花器官相同的三数轮状方式发生,花器官发生时也存在花被/雄蕊联合的现象。据此,Posluszny & Charlton(1993)认为泽泻亚纲的花可能起源于没有花序和花的分化的原始繁殖结构(前花状态 pro-floral state),并推断这种繁殖结构是多轴的,主轴分化出"花序",而侧轴压缩后形成"花"。这一假说与 Burger(1977)的观点颇为相似。Ronse Decraene & Smets(1995)通过对单子叶植物雄蕊群的比较后不同意上述观点,但认为雄蕊6或3枚呈交互的轮状排列,外轮雄蕊排列成三对是原始的,这些特征在泽泻亚纲的许多类群中存在。目前对秋海棠等类群中花和花序间的同源异型现象的研究结果暗示泽泻亚纲花和花序分别具有对方的某些特征很可能是同源异型突变的结果,对这一问题尚须进一步研究。

至今对天南星超目和百合超目花发育的研究仅有个别报道(Barabe & Bertrand, 1996; Boubes & Barabe, 1996; Lehmann & Sattler, 1992)。由于它们可能处于单子叶植物中的原始位置并可能与胡椒目和马兜铃目有联系,因此,天南星超目和百合超目花发育的研究将是今后研究的重点。

4 花发育的基因调控

现在,分子生物学技术的发展已经使我们有可能研究花器官发育的分子遗传学机制,即花发育过程中特定基因的调控活动。该领域是在最近几年才开始发展起来的。Coen & Meyerowitz(1991)基于对影响拟南芥 *Arabidopsis thaliana*(十字花科)和金鱼草 *Antirrhinum majus*(玄参科)两种模式植物花部结构的突变体的分析发现,花的发育直接受控于三类基因,每一部分(即花萼、花冠、雄蕊和心皮)的发生由单基因控制或几个基因共同控制,如果某个基因缺失,由该基因控制的花器官就会缺失,如果这些基因

都缺失,花的分生组织将产生叶状结构。这一研究发现,尽管拟南芥和金鱼草的亲缘关系很远,但控制花发育的基本机制是相同的,即两种植物花发育的机制可以用同一模型来解释,而且控制相似表型的基因在DNA水平上是同源的。这表明花器官发生的调控过程在进化上是古老的,而不同类群花部式样的分化只是后来的事。由于大多数被子植物的花都具有花萼、花冠、雄蕊和雌蕊,因此上述模型可能有广泛的用途。Luo等(1995)克隆出了调控金鱼草花的背腹不对称性的基因,发现这类基因在花原基发育的极早期阶段就已在花原基的背部开始表达,并一直持续到花背部的原基发生,从而影响花瓣和雄蕊的大小和细胞类型。此外Bradly等(1996)对金鱼草花序式样的基因调控机制的研究也取得了重要进展。尽管目前花发育的基因调控的研究还只能针对两种模式植物,而不能在所有类群中广泛比较,但随着研究的深入,这一领域的研究将有可能对被子植物花的起源这一难题的解决起关键作用。

5 结束语

由上可见,花发育的研究已从不同方面加深了我们对被子植物花的结构和进化关系的认识。通过与早期被子植物花化石的比较和分子生物学等方面证据的相互印证,花发育的研究已开始在被子植物的起源和演化的研究中发挥重要作用,并对以往关于花部性状的演化趋势及系统学价值的某些观点提出了挑战。目前,国际上对花发育的研究极为活跃,已有的结果为被子植物的系统发育及其今后研究的方向提供了重要启示。

5.1 花部特征是被子植物系统学研究的关键性状之一。现在,花发育的研究结果已经表明花的某些性状在近缘类群中并不总是稳定的,对它们的系统学价值需要重新评价。目前对原始被子植物花发育的研究已经做了大量工作,进入90年代以来,花发育的研究工作已逐渐在被子植物不同类群中广泛开展。尽管花发育的资料已大大增加,但至今对被子植物大多数类群的花发育的资料还很缺乏,被子植物不同类群间花的结构和发育式样的广泛比较仍很困难。因此,今后应在加强对关键类群系统发育方面的深入研究的同时,开展被子植物花发生和发育以及性状在不同类群间的比较等方面的广泛研究,分析所研究的类群中花部结构和发育式样的演化,并据此对该类群已有的分类系统做出评价。这些工作将为我们探讨被子植物花部特征的系统学价值和花的演化提供重要资料。Endress等对被子植物各大类群(如木兰亚纲、金缕梅亚纲、蔷薇亚纲)雄蕊发育和开裂方式,心皮发育等的比较研究以及Ronse Decraene & Smets (1995,1992)对木兰亚纲及单子叶植物中雄蕊排列和数目等性状的分布及其系统学价值和演化趋势的分析为我们重新认识花部性状的系统学价值和演化式样提供了例证。可以预料,随着工作的积累和深入,我们将可以站在整个被子植物的高度去重新审视花部各部分的同源性和演化式样,并对它们的系统学价值作出更可靠、更客观的评价。

5.2 花发育的研究表明形态学上的变化可以体现在发育过程的不同阶段。换句话说,在不同的发育阶段植物体具有不同的形态特征,而成熟结构只不过是发育过程中一个阶段的反映。因此,我们认为系统发育研究中成熟结构的比较分析只不过为我们提供了一个断面,而发育过程的各个阶段均存在大量的系统发育信息。更重要的是,形态学研究应树立动态的观点。从静态的观点来看,形态结构可被划分为不同类型(如花和花序),而发育过程只不过是途径。但从动态的角度来看,发育过程的不同阶段均可被看作一个结构(Sattler,1992)。这一结构是动态的,可向另一结构转变。即使是成熟结构也不完全是静态的,它们与发育过程并无截然的区别。因此,植物的形态结构实际上可以被看作是一个时空过程(Ritterbush & Wunderlin,1989)。尽管对形态结构的划分更为实用,但却可能在某种程度上曲解了自然的动态过程。Sattler(1992)认为发育和进化中的结构的变化实际上是过程组合的变化,并提出了过程形态学(process morphology)的概念。对秋海棠属(Lehmann & Sattler,1997)和拟南芥(Haughn *et al*., 1995)花发育的研究表明,花和花序之间的形态学间隙可以通过花中花序过程的表达而连接起来。它们的花(花序)可看作是由不完全的花的过程和不完全的花序过程组成的,而不是区分为花和花序(Lehmann & Sattler,1997)。可见,以静态的观点划分的形态性状如果从动态的角度来考察可以给我们花的演化的重要启示。因此,我们认为系统学研究中对形态性状的分析更应树立动态的观点,注重发育和进化过程中

结构动态的分析，而不是仅仅停留在对成熟结构的比较上。过程形态学概念的引入将为系统学研究提供一个全新的视野，应在今后研究中引起重视。

5.3　同源异型是一种通过简单的变化即可产生变异的机制，这一过程通过已存在的结构的空间重排即可实现。近年来，对拟南芥和金鱼草等模式植物花部同源异型突变已引起重视并开展了发育遗传学机制的研究。栽培植物中的同源异型现象也发现是普遍的。但是，长期以来对植物中自然发生的、反映进化和发育过程的同源异型现象却被忽视了(Lehmann & Sattler, 1992; Sattler, 1988)。事实上，同源异型现象广泛存在于不同植物类群及不同器官中(Sattler, 1988)。近几年来对被子植物花发育的研究已证实了一些类群中花部的同源异型现象并提供了类群间系统发育关系的证据。由于简单的同源异型突变可以产生形态上大的变化，因此同源异型突变在被子植物花的演化中起重要作用。目前，花发育的研究主要集中在揭示花发生和发育的过程及类群间的比较等方面。虽然对花部自然发生的同源异型现象已有了少量报道，但对同源异型及其在花的演化中的重要性尚未引起足够重视。事实上，对花部的同源异型变异的研究不但可以为花的演化和类群间系统发育关系的研究提供证据，同时也可为花发育的遗传学机制的研究提供材料。因此，今后应加强对花部同源异型现象的发育过程的观察，以便进一步揭示同源异型现象在被子植物系统发育和花的起源与演化中的作用。

随着研究的深入，花发育过程的形态学观察，将与化石证据以及花发育的分子遗传学机制的研究等一起，帮助我们判断被子植物与其它种子植物以及被子植物各大类群间生殖结构的各个部分的同源性，为被子植物花的起源和演化的最终解决起关键作用。现在花发育的研究已经成为被子植物系统学研究中异常活跃的领域。随着各方面资料的迅速增加，我们必须对过去的假说进行重新评价，并准备提出新的观点。可以预料不久的将来，关于被子植物的起源和系统发育将会得出一个被人们普遍接受的论断。

参　考　文　献

王青锋，陈家宽，1997．泽苔草的花器官发生．植物分类学报，35(4)：289～292

冯旻，傅德志，梁汉兴，路安民．1995．楼斗菜属花部形态发生．植物学报，37(10)：791～794

陈之端，路安民，1997．被子植物起源和早期演化研究的回顾与展望．植物分类学报，35(4)：375～384

梁汉兴，1994．三白草科花部发育及其系统学意义．植物分类学报，32(5)：425～432

Barabe D, Bertrand C, 1996. Oraganogenie florale des genres *Culcasia* et *Cercestis* (Araceae). Can J Bot, 74:898～908

Boubes C, Barabe D, 1996. Developpement de I'inflorescence et des fleurs du *Philodendron acutatum* Schott (Araceae). Can J Bot, 74:909～918

Bouman J L, Alvarez J, Weigl D, Meyerowitz E M, Smyth D R, 1993. Contral of flower development in *Arabidopsis thaliana* by APETALA 1 and interacting genes. Development, 119:721～743

Bradley D, Carpenter R, Copsey L, Vincent C, Rothstein S, Coen E, 1996. Control of inflorescence architecture in *Antirrhinum*. Nature, 379(29):791～797

Buger W C, 1977. The Piperales and the monocots: Alternative hypothesis for the origin of the monocotyledon flower. Bot Rev, 43:345～393

Charlton W A, Ahmed A, 1973. Studies in the Alismatidae Ⅳ. Developmental morphology of *Ranalisma humile* and comparisons with two members of the Butomaceae, *Hydrocleis nymphoides* and *Butomus umbellatus*. Can J Bot, 51:899～910

Charlton W A, Posluszny U, 1991. Meristic variation in *Potamogeton* flowers. Bot J Linn Soc, 106:265～293

Chase M W, Soltis D E, Olmstead R G, Morgan D, Les D H, Mishler B D, Duvall M R, Price R A, Hills H G, Qiu Y L, Kron K A, Rettig J H, Conti E, Palmer J D, Manhart J R, Sytsma K J, Michaels H J, Kress W J, Karol K G, Clark W D, Hedren M, Gaut B S, Jansen R K, Kim K J, Wimpee C F, Smith J F, Furnier G R, Strauss S H, Xiang Q Y, Plunkett G M, Soltis P S, Swensen S M, Williams S E, Gadek P A, Quinn C J, Eguiarte L E, Golenberg E, Learn G H, Graham J S W, Barrett S C H,

Dayanandan S, Albert V A, 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbc*L. Ann Missouri Bot Gard, 80:528～580

Coen E S, 1991. The role of homeotic genes in flower development and evolution. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 42:241～279

Coen E S, Meyerowitz E M, 1991. The war of the whorls: Genetic interactions controlling flower development. Nature, 353:31～37

Cronquist A, 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plant. New York: Columbia University Press. 1039～1076

Dahlgren R, Clifford H T, Yeo P, 1985. The Families of the Monocotyledons. Berlin:Springer. 1～322

Endress P K, 1995. Major evolutionary traits of monocot flowers. In: Rudall P J, Cribb P J, Cutler D F, Humphries C J eds. Monocotyledons: Systematics and Evolution. Kew: Royle Botanic Gardens.

Endress P K, 1994a. Diversity and Evolutionary Boilogy of Tropical Flowers. Cambridge: Cambridge University Press. 1～463

Endress P K, 1994b. Floral structure and evolution of primitive angiosperms: recent advances. Pl Syst Evol, 192:79～97

Endress P K, 1990. Evolution of reproductive structures and functions in primitive angiosperms(Magnoliidae). Mem New York Bot Gard, 55:5～34

Endress P K, 1983. The early floral development of *Austobaileya*. Bot Jahrb Syst, 103:481～497

Endress P K, 1972. Zur vergleichenden Entwicklungsmorphologie, Embriologies und Systematik bei Laurales. Bot Jahrb Syst, 92:331～428

Endress P K, Hufford L D, 1989. The diversity of stamen structures and dehiscence patterns among Magnoliidae. Bot J Linn Soc, 100:45～85

Endress, P K, Jenny M, Fallen M E, 1983. Convergent elaboration of apocarpous gynoecia in higher advanced dicotyledons(Sapindales, Malvales, Gentianales). Nord J Bot, 3:293～300

Endress P K, Stumpf S, 1991. The diversity of stamen structures in 'lower' Rosidae (Rosales, Fabales, Proteales, Sapindales). Bot J Linn Soc, 107:217～293

Frame-Purguy D, 1996. Carpel development in *Tasmannia insipida*(Winteraceae). Int J Plant Sci, 157(6): 698～702

Friis E M, Endress P K, 1990. Origen and evolution of angisperm flowers. Adv Bot Res, 17:99～162

Haughn G W, Schultz E A, Martinez-Zapater J M, 1995. The regulation of flowering in *Arabidopsis thaliana*: meristems, morphogensis and mutants. Can J Bot, 73:959～981

Heel W A van, 1987. Androecium development in *Actinidia chinensis* and *A. melandra* (Actinidiaceae). Bot Jahrb Syst, 109:17～23

Huber H, 1977. The treatments of monocotyledons in an evolutionary system of classification. Pl Syst Evol, Suppl, 1:285～298

Hufford L, 1990. Androecial development and the problem of monophyly of Loasaceae. Can J Bot, 68:402～419

Hutchinson J, 1959. The Families of Flowering Plants. Ⅱ. Monocotyledons. 2nd ed. Oxford: Clarendon Press. 511～792

Igersheim A, Endress P K, 1997. Gynoecium diversity and systematics of the Magnoliales and Winteroids. Bot J Linn Soc, 124:213～271

Kasuge K, Tamura M, 1989. Ontogenetic studies on petals of the Ranunculaceae. J Jap Bot, 64(3):65～74

Kirchoff B K, 1991. Homeosis in the flowers of the Zingiberales. Amer J Bot, 78: 833～837

Kubitzki K, 1987. Origin and Significance of trimerous flowers. Taxon, 36:21～28

Lehmann N L, Sattler R, 1997. Polyaxial development in homeotic flowers of three begonia cultivars. Can J Bot, 75:145～154

Lehmann N L, Sattler R, 1996. Staminate floral development in *Begonia cucullata* var. *hookeri* and three double-flowering *Begonia cultivars*, examplers of homeosis. Can J Bot, 74:1729～1741

Lehmann N L, Sattler R, 1994. Floral development and homeosis in *Actaea rubra* (Ranunculaceae). Int J

Plant Sci, 155(6):658～671

Lehmann N L, Sattler R, 1993. Homeosis in floral development of *Sanguinaria canadensis* and *S. canadensis* "Multiplex"(Papaveraceae). Amer J Bot, 80:1323～1335

Lehmann N L, Sattler R, 1992. Irregular floral development in *Calla palustris* (Araceae) and the concept of homeosis. Amer J Bot, 79(10):1145～1157

Liang H X, Tucker S C, 1989. Floral development in *Gymnotheca chinesis* (Saururaceae). Amer J Bot, 75(6):806～819

Lieu S M, 1979. Organogenesis in *Triglochin striata*. Can J Bot, 57:1418～1438

Luo D, Carpenter R, Vincent C, Copsey L, Coen E, 1995. Origin of floral asymmetry in *Antirrhinum*. Nature, 383(31):794～799

Posluszny U, 1983. Re-evaluation of certain critical relationships in the Alismatidae: floral organogenesis of *Scheuchzeria palustris* (Scheuchzeriaceae). Amer J Bot, 70:925～933

Posluszny U, Charlton W A, 1993. Evolution of the helobial flower. Aquatic Bot, 44:303～324

Posluszny U, Charlton W A, Jain D K, 1986. Morphology and development of the productive shoots of *Lilaea scilloides* (Poir)Hauman (Alismatidae). Bot J Linn Soc, 92:323～342

Ritterbush A, Wunderlin U, 1989. On growth and development——a spatiotemporal analysis of flower ontogensis. Environ Exp Bot, 29:111～121

Roels P, Smets E F, 1996. A floral ontogenetic study in the Dipsacales. Int J Plant Sci, 157(6):698～702

Ronse Decraene L P, Smets E F, 1995. The androecium of monocotyledons. In: Rudall P J, Cribb P J, Cutler D F, Humphries C J eds. Monocotyledons: Systematics and Evolution. Kew: Royal Botanic Gard. 181～200

Ronse Decraene L P, Smets E F, 1992. Complex polyandry in the magnoliatae: definition, distribution and systematic value. Nord J Bot, 12:621～649

Ronse Decraene L P, Smets E F, 1990. The floral development of *Popowia whitei* (Annonaceae). Nord J Bot, 10:411～420

Sattler R, 1992. Process morphology: structural dynamics in development and evolution. Can J Bot, 70:708～714

Sattler R, 1988. Homeosis in plants. Amer J Bot, 75:1606～1617

Sattler R, 1968. A technique for the study of floral development. Can J Bot, 46:720～722

Sattler R, 1965. Perianth development of *Potamogeton richardsonii*. Amer J Bot, 52: 35～41

Sattler R, Singh V, 1978. Floral organogenesis of *Echinodorus amazonicus* Rataj and floral construction of the Alismatales. Bot J Linn Soc, 77:141～156

Sattler R, Singh V, 1977. Floral organogenesis of *Limnocharis flava*. Can J Bot, 55: 1076～1086

Singh V, Sattler R, 1974. Floral development of *Butomus umbellatus*. Can J Bot, 52:223～230

Singh V, Sattler R, 1973. Nonspiral androecium and gynoecium of *Sagittaria latifolia*. Can J Bot, 51:1093～1095

Smith-Huerta N L, 1992. A comparison of floral development in wild type and a homeotic sepaloid petal mutant of *Clakia tembloriensis*(Onagraceae). Amer J Bot, 79:1423～1430

Soltis D E, Soltis P S, Nickrent D L, Johnson L A, Hahn W J, Hoot S B, Sweere J A, Kuzoff R K, Kron K A, Chase M W, Swenson S M, Zimmer E A, Chaw S M, Gillespie L J, Kress W J, Sytsma K J, 1997. Angiosperm phylogeny inferred from 18s ribosomal DNA sequences. Ann Missouri Bot Gard, 84:1～49

Soros-Pottruff C L, Posluszny U, 1995. Developmental morphology of reproductive structures of *Zostera* and a reconsideration of *Heterozostera*(Zosteraceae). Int J Plant Sci, 156(2):143～158

Takhtajan A, 1980. Outline of the classification of flowering plants(Magnoliophyta). Bot Rev, 46:225～359

Tucker S C, 1992a. The role of floral development in studies of legume evolution. Can J Bot, 70:692～700

Tucker S C, 1992b. The development baiss for sexual expression in *Ceratonia siliqua* (Leguminosae: Caesalpinioideae). Amer J Bot, 79:318～27

Tucker S C, 1991. Helical floral organogensis in *Gleditsia*, a primitive caesalpinioid legume. Amer J Bot, 78:

1130～1149

Tucker S C, 1990. Loss of floral organs in *Ateleia* (Leguminosae: Papilionoideae: Sophoreae). Amer J Bot, 77:750～761

Tucker S C, 1988. Heteromorphic flower development in *Neptunia pubescens*, a mimosoid legume. Amer J Bot, 75:205～224

Tucker S C, 1985. Initiation and development of inflorescence and flower in *Anemopsis californica* (Sauruaceae). Amer J Bot, 72:20～31

Tucker S C, 1984. Origin of symmetry in flowers. In: White R A, Dickison W C eds. Contemporary Problems in Plant Anatomy. Orlando: Academic Press. 351～395

Tucker S C, 1982a. Inflorescence and flower development in Piperaceae Ⅱ. Inflorescence development of *Piper*. Amer J Bot, 69:743～752

Tucker S C, 1982b. Inflorescence and flower development in Piperaceae Ⅲ. Floral ontogeny of *Piper*. Amer J Bot, 69:1389～1401

Tucker S C, 1981. Inflorescence and floral development in *Houttuynia cordata* (Sauraceae). Amer J Bot, 68: 1017～1032

Tucker S C, 1980. Inflorescence and flower development in the Piperaceae Ⅰ. *Peperomia*. Amer J Bot, 67: 686～702

Tucker S C, 1976. Floral development in *Saururus cernus* 2. Carpel initiation and floral vasculature. Amer J Bot, 63(3):289～301

Tucker S C, 1975. Floral development in *Saururus cernus* 1. Floral initiation and stamen development. Amer J Bot, 62(3):289～301

Uhl N W, 1988. Floral organogenesis in palms. In: Leins P, Tucker, S C, Endress P K eds. Aspects of Floral Development. Berlin: Cramer. 25～44

Uhl N W, Moore H E, 1980. Androecial development in six polyandrous genera representing five major groups of palms. Ann Bot, 45:57～75

Walton G B, Hufford L, 1994. Shoot architecture and evolution of *Dicentra cucullara* (Papaveraceae, Fumarioideae). Int J Plant Sci, 155(5):553～568

Weigel D, Meyerowitz E M, 1993. Activation of floral homeotic genes in *Arabidopsis*. Science, 261:1723～1726